优雅蝈螽雄性附腺的超微结构及其腺管提取物对精子束的作用

张小霞[1]，常岩林[1,*]，冯晓丽[2]，石福明[1]
(1. 河北大学生命科学学院，河北保定 071002；2. 上海太阳生物技术有限公司，上海 201108)

摘要：为阐明优雅蝈螽 *Gampsocleis gratiosa* Brunner von Wattenwyl 雄性附腺的结构与功能的关系，本文利用透射电镜(transmission electron microscope，TEM)技术研究了优雅蝈螽雄性附腺的超微结构，利用微分干涉相差显微镜(differential interference contrast microscope，DIC)技术并结合雄性附腺匀浆提取物与精子束在体外的短暂培养，研究了优雅蝈螽雄性附腺对精子束的作用。结果表明：优雅蝈螽雄性附腺 3 类腺管组织结构相似，腺管管壁为单层上皮细胞，缺少内表皮，说明其来源于中胚层。上皮细胞富含粗面内质网、线粒体、高尔基体，具有分泌细胞的特点。腺管管腔中分泌物有 4 种形态，即电子透明的物质、电子致密的颗粒物质、细纤维状物质以及绒球状物质。上皮细胞的分泌方式主要有 2 种，即顶质分泌和局部分泌。乳白短腺管的匀浆提取物参与了帽状精子束解聚的过程，乳白长腺管和透明腺管的匀浆提取物有维持精子束活性的作用。本研究结果为进一步阐明螽斯雄性附腺的生理功能奠定了基础。

关键词：直翅目；优雅蝈螽；雄性附腺；超微结构；精子束；生理功能
中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)10-1118-09

Ultrastructure of male accessory glands and the function of the extract from gland tubules to spermatodesms in *Gampsocleis gratiosa* (Orthoptera: Tettigoniidae)

ZHANG Xiao-Xia[1], CHANG Yan-Lin[1,*], FENG Xiao-Li[2], SHI Fu-Ming[1] (1. College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China; 2. Shanghai Sun Biological Technology Limited Company, Shanghai 201108, China)

Abstract: To clarify the relation of the structure of male accessory glands from *Gampsocleis gratiosa* Brunner von Wattenwyl with their functions, we examined the ultrastructure of male accessory glands using transmission electron microscope, and explored their roles in spermatodesms using differential interference contrast microscope. The results revealed that all gland tubules of the male accessory glands are histologically similar. The epithelium is always monolayered and devoid of cuticular intima, suggesting its mesodermic origin. There are abundant rough endoplasmic reticulum, mitochondria and Golgi bodies in the epithelial cells, displaying features of protein synthesis and secretion. There are four types of secretions in gland lumen, including electron-transparent granules, electron-dense granules, fine granular material and villous spherical material. The epithelial cells mainly discharge secretions into the gland lumen by apocrine or merocrine mechanisms. Secretions of short opalescent glands are involved in disorganization of the spermatodesms with ‘cap’, and secretions from long opalescent glands and hyaline glands are important to maintain spermatodesms. The results lay a foundation for further understanding the physiological function of male accessory glands in tettigoniids.

Key words: Orthoptera; *Gampsocleis gratiosa*; male accessory glands; ultrastructure; spermatodesm; physiological function

昆虫与哺乳动物相似，精子也是浸浴在精液中，除精子来自于精巢外，精液中的分泌物大部分来自雄性附腺(Kaulenas，1992)。昆虫雄性附腺形态不同，功能多样，雄性附腺的分泌物不仅是精液

基金项目：国家自然科学基金项目(31093430；31071955)
作者简介：张小霞，女，1985 年 12 月生，内蒙古鄂尔多斯人，硕士研究生，研究方向为昆虫生理，E-mail：shuqi1229@126.com
* 通讯作者 Corresponding author，E-mail：changylin@126.com
收稿日期 Received：2011-01-17；接受日期 Accepted：2011-08-26

的组成部分，而且参与了精包的形成、交配塞(mating plug)的形成，还与精子活性、精子获能有关(Gillott, 2003)。

直翅目螽斯科昆虫交配时，雄虫产生大且复杂的精包(spermatophore)，螽斯的精包由精护(spermatophylax)、精荚(sperm ampullae)和位于精荚内的梨形精子囊(sperm sac)组成(高勇和康乐，2002；Gwynne, 2008)。精护主要来源于雄性附腺的乳白长腺管，其中不包含精子，在交配完成、雌雄分离后，精护被雌虫吃掉，因此精护被认为是雄虫送给雌虫的婚姻礼物(Gwynne and Brown, 1994; Vahed, 2003)；精荚呈瓶颈状，内有包裹精子束(spermatodesms)的精子囊(Viscuso *et al.*, 1998, 2001；Vahed, 2003)。螽斯精巢中的精子为游离的精子；输精管、贮精囊和精包中精子成束排列形成较分散的精子束，精子束的头部包裹有粘液帽(mucous cap)；雌性受精囊中的精子束呈羽毛状排列(Viscuso *et al.*, 2002；王莉等，2010)，因此精包中的精子囊被认为是精子束在转移、释放到雌虫受精囊之前重新排列、组织的场所。然而关于螽斯雄性附腺分泌物在精子束形成与精子重排中的作用却知之甚少，甚至雄性附腺超微结构的报道也很少(Marchini *et al.*, 2009)。到目前为止，有关优雅蝈螽雄性附腺的研究仅在其显微结构和分泌蛋白的特性方面有报道(冯晓丽等，2009)。

优雅蝈螽 *Gampsocleis gratiosa* Brunner von Wattenwyl 广泛分布于我国北方，个体大，成虫期较长，易于饲养，是研究螽斯生理的理想材料。本文利用透射电镜技术和微分干涉相差技术，结合雄性附腺分泌物与精子束在体外的短暂培养，探讨优雅蝈螽雄性附腺结构与功能的关系，旨在为螽斯生殖生理的研究奠定基础。

1　材料与方法

1.1　试虫、试剂与仪器

研究材料为采自河北顺平的优雅蝈螽 *G. gratiosa* 成虫，室内用虫笼饲养，每笼 1 雌 1 雄。为确保所有雄虫处于相同的性成熟时期，选取刚把精包传递给雌虫后的优雅蝈螽雄性成虫解剖。

主要实验试剂：直翅目昆虫生理盐水(NaCl 6.8 g, $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ 0.2 g, $CaCl_2$ 0.2 g, KCl 0.2 g, $NaHCO_3$ 0.15 g，葡萄糖 7.7 g, H_2O 1 000 mL)、戊二醛、四氧化锇、环氧树脂 Epon812、MNA(甲基内次甲基四氢苯二甲酸酐)、DDSA(十二烷基琥珀酸酐)、DMP-30[2,4,6,-三(二甲氨基甲基)苯酚]、醋酸铀、柠檬酸铅。

主要实验仪器：Reichert-Jung701704 超薄切片机，购于 Reichert-Jung 公司；Olympus BX51 微分干涉相差显微镜，购于 Olympus 公司；Coolpix p5000 照相机，购于 Nikon 公司；Sigma Z-16PK 台式高速冷冻离心机，购于 Sigma 公司；YS2-H 光学显微镜，购于 Nikon 公司；JEM-100SX 透射电镜，购于 Jeol 公司；Uniscan B880 扫描仪，购于紫光股份有限公司。

1.2　雄性附腺整体形态观察

剪掉双翅，用解剖针将虫体固定于蜡盘中，从背部中央剪开，并在剪开处滴加直翅目昆虫生理盐水，用小镊子取出附腺，数码相机 Coolpix p5000 拍照。

1.3　雄性附腺的显微和超微结构的观察

1.3.1　包埋：将分离的 3 类腺管(乳白长腺管、乳白短腺管和透明腺管)立即投入 2.5% 的戊二醛中(0.1 mol/L 磷酸缓冲液配制，pH 7.4)，4℃ 固定 1 h。0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.4)中反复漂洗后，1% 的四氧化锇中 4℃ 固定 2 h。梯度脱水后，转移到环氧树脂 Epon 812 中包埋。

1.3.2　半薄切片：Reichert-Jung 超薄切片机切片，厚度 400 ～ 700 nm，贴在载玻片上，0.5% 的甲苯胺蓝染色，Olympus BX51 显微镜下观察并拍照。

1.3.3　超薄切片：Reichert-Jung 超薄切片机切片，厚度 60 nm，捞在 200 或 300 目的铜网上，醋酸铀和柠檬酸铅双染色，JEM-100SX 透射电子显微镜观察并拍照。

1.4　雄性附腺提取物对精子束的作用

取未交配的雄性成熟个体，活体解剖，分别分离 3 类腺管(乳白长腺管、乳白短腺管和透明腺管)和贮精囊，快速放入含适量直翅目昆虫生理盐水的离心管中。

将贮精囊中的精子束挤出，擦镜纸过滤后收集在直翅目昆虫生理盐水中，备用。

将收集在离心管中的乳白长腺管、乳白短腺管和透明腺管分别研磨，其匀浆物在 4℃ 下 12 000 r/min 离心 15 min，收集上清液，备用。

将收集的乳白长腺管、乳白短腺管和透明腺管的上清液分别与收集的精子束等体积混合，4℃ 条件下水平摇床培养，每隔 1 h 观察 1 次精子束的变化，以直翅目昆虫生理盐水作为对照。Olympus

BX51 微分干涉显微镜下观察并拍照。以上实验重复 6 头雄性成虫。

2 结果

2.1 雄性附腺的形态构造

优雅蝈螽雄性附腺由数百根长短不一的腺管组成，从外形上分为 3 类：第 1 类为乳白长腺管(long opalescent gland)，位于腺体前端，乳白色，粗而长；第 2 类为乳白短腺管(short opalescent gland)，位于腺体后端，乳白色，细而短，贮精囊位于乳白短腺管丛中，黄色；第 3 类为透明腺管(hyaline gland)，位于前两种腺管之间，透明，长度与直径介于乳白长腺管和乳白短腺管之间。3 类腺管与输精管共同开口于腹部末端的射精管(图 1：A)。

2.2 雄性附腺腺管的组织结构

3 类腺管管壁组织结构相似，管壁上皮细胞均为单层，腺管中央形成膨大的管腔(图 1：B～D)。管壁组织结构从内到外依次为：上皮细胞层、基膜、肌肉层和围膜。上皮细胞附着在基膜上，基膜外环绕横纹肌纤维，和富含微气管的围膜结缔组织(图 2：A；图 3：A；图 4：A)。

2.2.1 乳白长腺管的超微结构：腺管管壁上皮细胞呈扁柱状，细胞层薄，腺管管腔大(图 1：B)。细胞基部的 1/3 区域以及细胞端部邻近微绒毛的区域富含粗面内质网，大量核糖体游离或附着在内质网上(图 2：A～C)。线粒体数量众多，且多分布在上皮细胞端部与腺管管腔之间(图 2：B)。细胞质中分散有透明的小泡，类似的结构在细胞端部微绒毛中也有(图 2：C)。细胞端部富集较长且不规则的微绒毛(图 2：C)。相邻上皮细胞间存在广泛的细胞连接(图 2：D)。腺管管腔中含有大量细颗粒状物质和大小不等的电子致密的颗粒状物质(图 2：E)。上皮细胞的分泌方式以局部分泌为主(图 2：F)。

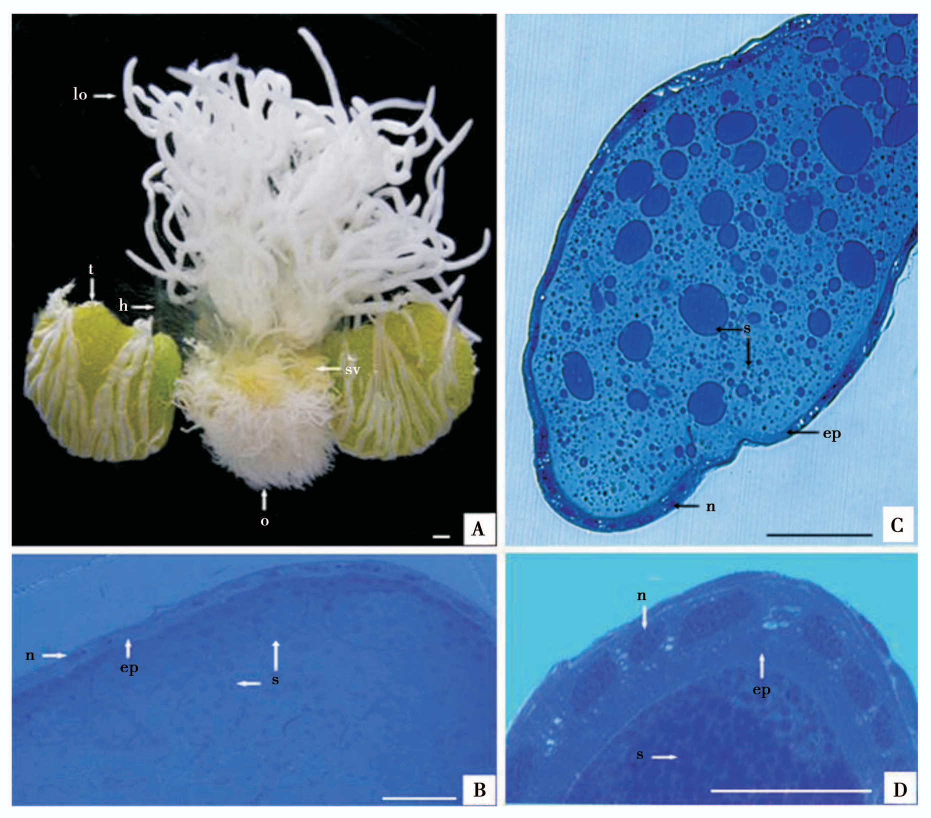


图 1 优雅蝈螽雄性附腺的整体形态与 3 类腺管显微组织学观察

Fig. 1 Entire shape of male accessory glands and histological observation of three types of gland tubules of *Gampsocleis gratiosa*

A：雄性附腺整体(背面观，数码相机拍摄)Entire shape of male accessory glands(the dorsal view was made by the digital camera)；标尺 Scale bar = 3 mm. B，C，D：雄性附腺管的横切面(半薄切片，甲苯胺蓝染色)Transverse section of male accessory glands (semithin sections were stained with Toluidine blue). B：乳白长腺管显微结构 Microstructure of long opalescent gland；C：透明腺管显微结构 Microstructure of hyaline gland；D：乳白短腺管显微结构 Microstructure of short opalescent gland. ep：上皮细胞层 Epithelial cell；h：透明腺管 Hyaline gland；lo：乳白长腺管 Long opalescent gland；n：细胞核 Nucleus；o：乳白短腺管 Short opalescent gland；s：分泌物 Secretions；sv：贮精囊 Seminal vesicle；t：精巢 Testis. 标尺 Scale bar = 100 μm.

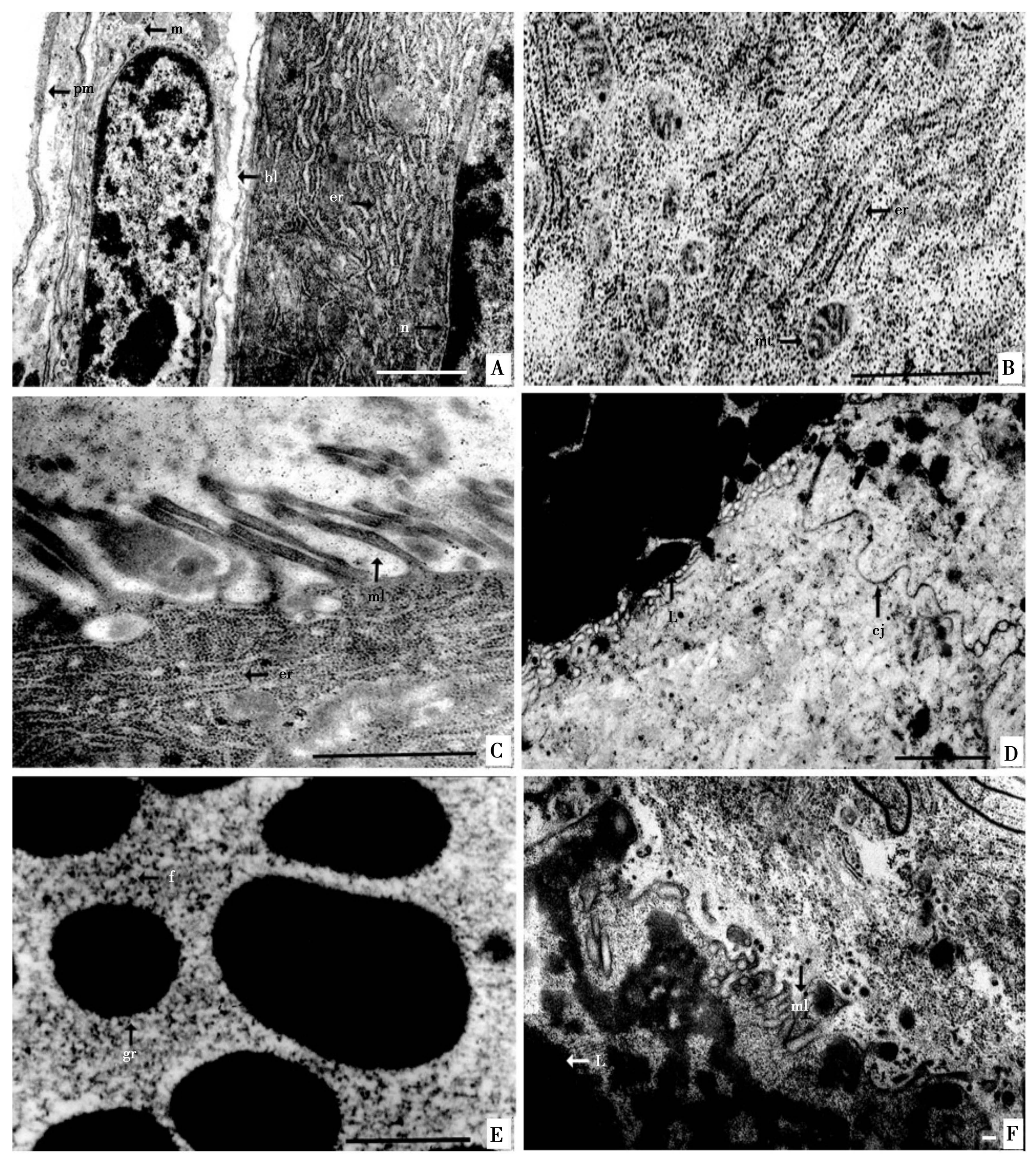


图 2　优雅蝈螽乳白长腺管电镜图

Fig. 2　Transmission electron micrograph of long opalescent gland of *Gampsocleis gratiosa*

A：腺管管壁上皮细胞 Epithelial cells of the gland tubule wall；B：细胞器 Organelles；C：微绒毛 Microvilli；D：细胞连接 Cell junction；E：分泌物 Secretions；F：腺管管腔周围 Around lumen of gland tubules. bl：基膜 Basal lamina；cj：细胞连接 Cell junction；er：粗面内质网 Rough endoplasmic reticulum；f：细颗粒物质 Fine granular material；gr：颗粒物质 Granular material；L：腺管管腔 Lumen；m：肌肉层 Muscle layer；mi：微绒毛 Microvilli；mt：线粒体 Mitochondria；n：细胞核 Nucleus；pm：围膜 Peritoneal membrane. 标尺 Scale bar = 1 μm.

2.2.2　乳白短腺管的超微结构：腺管管壁上皮细胞呈柱状，细胞层厚，腺管管腔相对较小(图 1：D)。上皮细胞中线粒体数量较多(图 3：B)，富含粗面内质网，粗面内质网膨胀的囊膜其间混有不同电子密度的泡状结构(图 3：C)，核糖体游离或附着在内质网上，细胞端部与腺管管腔之间有较多高尔基体以及多泡体分布(图 3：B，C)。在上皮细胞端部，细胞膜突出形成短的微绒毛(图 3：F)。相邻细胞之间存在广泛的细胞连接(图 3：D，F)。腺管管腔中富含两种分泌物：一种为纤维状的颗粒物，形成多边形，包裹着大小不等的、电子致密的圆球状或多边形物质(图 3：D)；另一种为细纤维状物质，形成网状空泡，中间镶嵌着电子致密的颗粒状物质(图3：E)。上皮细胞的分泌方式以局部分泌

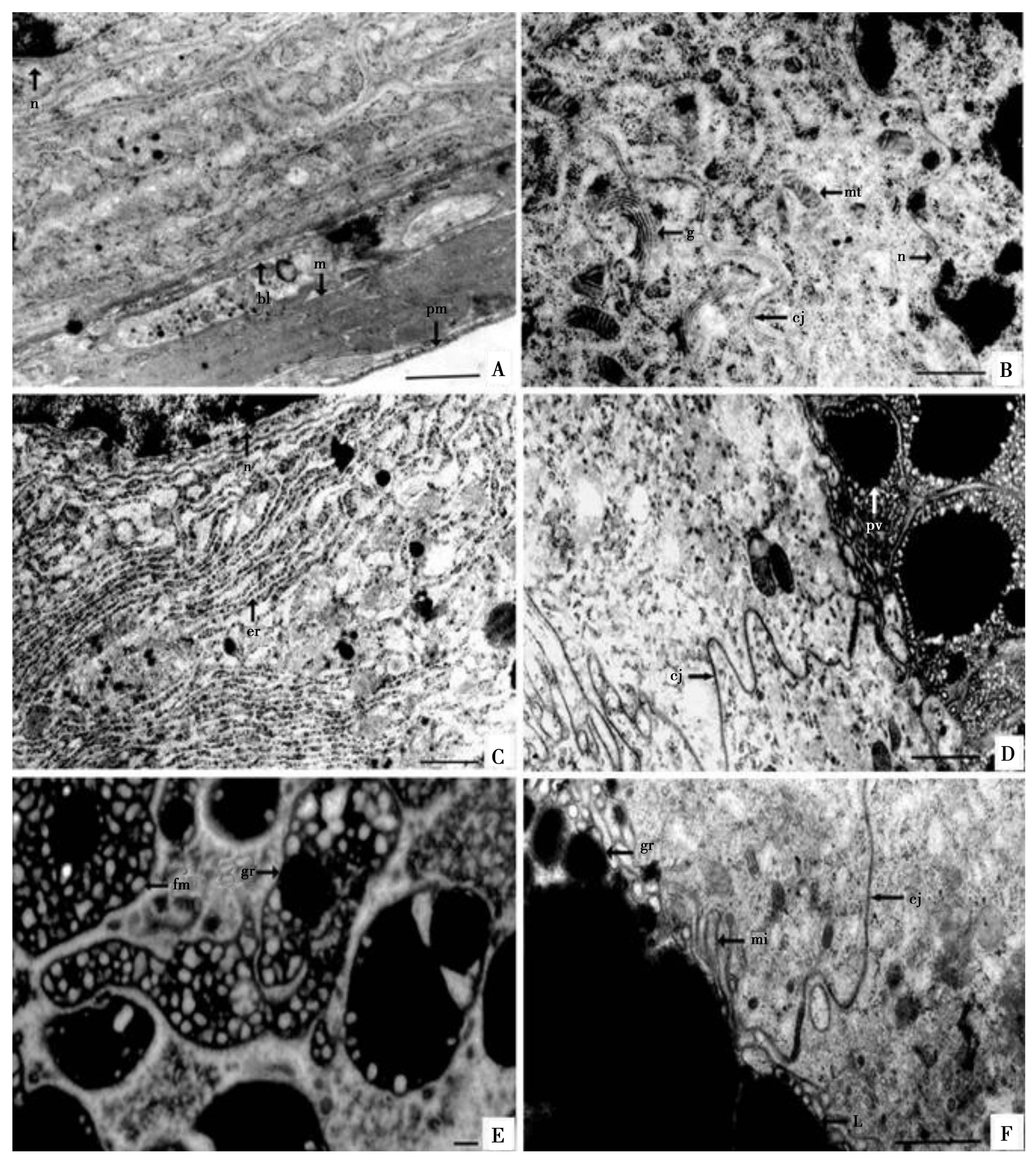


图 3 优雅蝈螽乳白短腺管电镜图

Fig. 3 Transmission electron micrograph of short opalescent gland of *Gampsocleis gratiosa*

A：腺管管壁上皮细胞 Epithelial cells of the gland tubule wall；B：细胞器 Organelles；C：粗面内质网 Rough endoplasmic reticulum；D：细胞连接 Cell junction；E：分泌物 Secretions；F：腺管管腔周围 Around lumen of gland tubules. bl：基膜 Basal lamina；cj：细胞连接 Cell junction；er：粗面内质网 Rough endoplasmic reticulum；fm：纤维状物质 Fibrillar material；g：高尔基体 Golgi body；gr：颗粒物质 Granular material；L：腺管管腔 Lumen；m：肌肉层 Muscle layer；mi：微绒毛 Microvilli；mt：线粒体 Mitochondria；n：细胞核 Nucleus；pm：围膜 Peritoneal membrane；pv：多边形分泌物 Electron-dense polygonal masses. 标尺 Scale bar = 1 μm.

为主（图 3：F）。

2.2.3 透明腺管的超微结构：腺管管壁上皮细胞呈扁柱状，细胞层薄，腺管管腔大（图 1：C）。上皮细胞富含电子透明的小泡，这些物质在细胞端部微绒毛下方大量聚集（图 4：A，B）。腺管管腔中，靠近上皮细胞的分泌物为电子致密的颗粒物和纤维状物质（图 4：C）；接近管腔中心的分泌物为绒球状的物质和松散的细颗粒物质（图 4：D）。上皮细胞的分泌方式主要为顶质分泌（图 4：B）。

2.3 雄性附腺提取物对精子束的作用

贮精囊中的精子排列成帽状精子束，每个精子束通常含有 10 ~ 14 个精子，其头部由粘液帽包围，

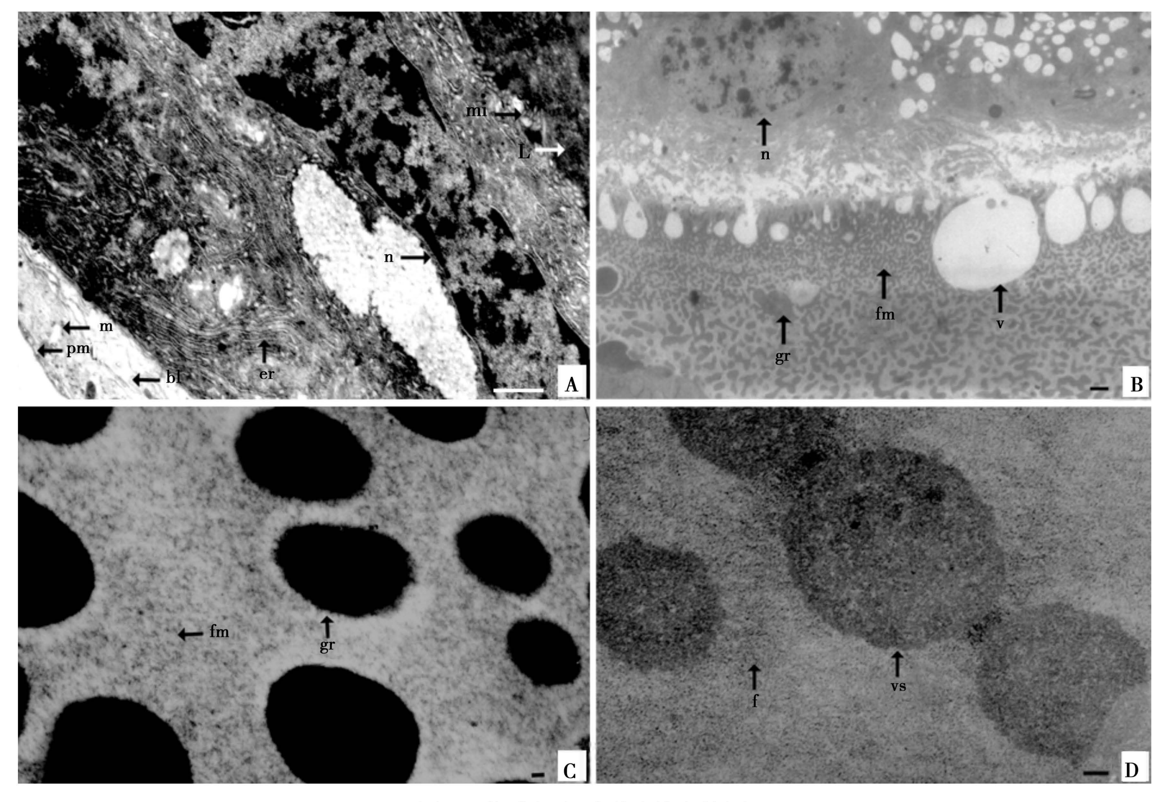


图4　优雅蝈螽透明腺管电镜图

Fig. 4　Transmission electron micrograph of hyaline gland of *Gampsocleis gratiosa*

A：腺管管壁上皮细胞 Epithelial cells of the gland tubule wall；B：顶质分泌 Apocrine；C：颗粒状物质和纤维状物质 Granular material and fibrillar material；D：绒球状物质 Villous spherical material. bl：基膜 Basal lamina；er：粗面内质网 Rough endoplasmic reticulum；f：细颗粒物质 Fine granular material；fm：纤维状物质 Fibrillar material；gr：颗粒状物质 Granular material；L：腺管管腔 Lumen；m：肌肉层 Muscle layer；n：细胞核 Nucleus；pm：围膜 Peritoneal membrane；v：电子透明小泡 Electron transparent vesicles；vs：绒球状物质 Villous spherical material. 标尺 Scale bar ＝1 μm.

每个精子的尾部鞭毛较长，游离，可快速摆动或螺旋式滑行(图5：A)。

作为对照组，将贮精囊中的精子束与直翅目昆虫生理盐水混合后培养。在昆虫生理盐水中，精子能存活1 h左右，之后其活性明显降低，精子束形态变化不大。

在乳白长腺管和透明腺管匀浆提取物中培养的精子束能存活6 h左右，精子束形态变化不明显。

在乳白短腺管匀浆提取物中培养的精子束，2 h后精子束开始解聚，精子束头部的粘液帽变得不清晰，精子束中的精子数量开始减少(图5：B)。3 h后开始出现具有4个精子的精子束(图5：C)，4 h后多数为4个精子的精子束(图5：D)，5 h后精子束通常含有2个精子的精子束(图5：E)，6 h后有单个精子出现，但是还有许多以2个精子的形式出现，精子的活性明显降低，精子尾部鞭毛的摆动频率减弱(图5：F)。

3　讨论

昆虫雄性附腺一般分为中胚层来源的附腺和外胚层来源的附腺(Kaulenas, 1992；Gillott, 2003)，3类腺管上皮细胞都缺少内表皮，说明优雅蝈螽雄性附腺管来自于中胚层，与其他直翅目昆虫雄性附腺的来源一致(Kaulenas, 1992；Gillott, 2003；Marchini *et al*., 2009)。

中胚层来源的附腺，其上皮细胞的分泌方式主要有2种：顶质分泌(apocrine)和局部分泌(merocrine)，没有特殊的分泌导管，这与外胚层来源的昆虫附腺分泌物分泌方式有所不同(Marchini *et al*., 2009)。优雅蝈螽雄性附腺管腔中的电子透明的物质是通过上皮细胞端部细胞膜膨胀的顶质分泌方式进入管腔的(图4：B)。电子致密的颗粒物、细纤维状物质和绒球状物质可能是通过上皮细胞端

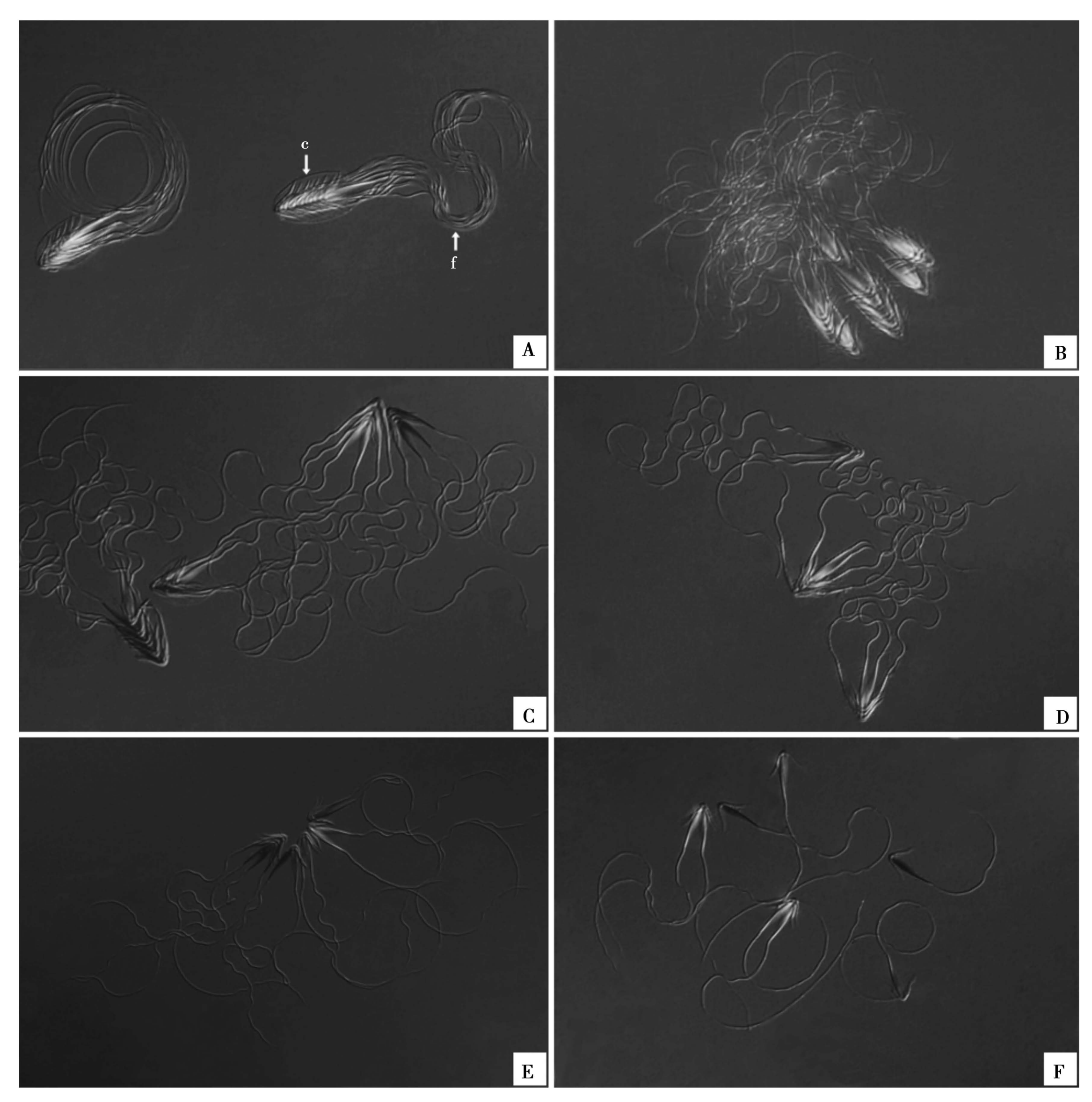


图 5 贮精囊中的精子束在乳白短腺管匀浆提取物中不同时间后的显微形态和排列变化

Fig. 5 The changes of spermatodesms from the seminal vesicle in the homogenate extract of short opalescent gland for different time

A：贮精囊中的精子束 Spermatodesms in the seminal vesicle；B－F：分别表示来源于贮精囊中的精子束在乳白短腺管匀浆提取物中培养 2 h，3 h，4 h，5 h 和 6 h 后的状态 Status of spermatodesms from the seminal vesicle cultured in the extract of short opalescent glands for 2 h，3 h，4 h，5 h and 6 h，respectively. c：粘液帽 Mucous cap；f：鞭毛 Flagellum.

部微绒毛局部开口，以局部分泌的方式进入管腔的(图 2：F；图 3：F)，进入管腔后，分泌物再聚集形成大的颗粒，这 2 种分泌方式在其他昆虫的附腺和生殖管道中也是常见的(Viscuso *et al*.，2005)。

优雅蝈螽雄性附腺由数百根长短不一的腺管组成，主要分为 3 类：乳白长腺管、乳白短腺管和透明腺管(冯晓丽等，2009)。电镜下观察，3 类腺管的超微结构有相似之处，3 类腺管管壁均为单层上皮细胞，上皮细胞具有分泌细胞的特征，都含有粗面内质网、核糖体、线粒体等细胞器。上皮细胞附着在基膜上，基膜外环绕横纹肌。附腺管的最外层为结缔组织的围膜。但是 3 类腺管各自也具有其独特的结构特征，主要表现在腺管管腔中分泌物形态不同。3 类腺管管腔中均含有电子致密的颗粒状物质，但在乳白长腺管中，电子致密的颗粒物分布在细纤维状物质中间(图 2：E)；在乳白短腺管中，电子致密的颗粒物由纤维状的颗粒物形成多边形将其包裹在中间，或者是细纤维状物质形成网格状空泡，然后中间镶嵌着电子密度致密的颗粒状物质(图 3：D，E)；在透明腺管中，电子致密的颗粒物分布在纤维状物质中间，数量比较少(图 4：C)，接近管腔中心高电子密度物质呈绒球状，周围分布着

松散的细颗粒状物质(图 4：D)。Gillott(2003)认为，昆虫雄性附腺分泌物的主要成分是蛋白质，依据分子量的大小和功能，可以分为 3 类：第 1 类为简单肽，其肽链长度小于 100 个氨基酸；第 2 类分子量略大些，一般包括 200 ~ 400 个氨基酸，一般是糖基化的蛋白，除去糖基后才有生物活性；第 3 类是大分子量糖蛋白，包括大的结构蛋白和分泌物中的许多酶(金朝阳等，2001)。优雅蝈螽雄性附腺分泌蛋白 SDS-PAGE 电泳结果表明：优雅蝈螽雄性附腺分泌蛋白分子量在 10 ~ 100 kDa，3 类腺管的蛋白质谱带存在差异(冯晓丽等，2009)。结合本文电镜的超微结构，我们推测，优雅蝈螽 3 类腺管管腔中共有的电子致密的颗粒状物质可能是蛋白质，可能是上述第 2 类和第 3 类分子量较大的、糖蛋白的聚集体，第 1 类小分子量的简单肽可能分散在电子透明的物质、细纤维状物质和绒球状物质中。

在优雅蝈螽雄性附腺的 3 类腺管中，乳白短腺管的数量最多，组织结构最复杂，用石蜡切片法制片，苏木精-伊红染色，在光学显微镜下乳白短腺管至少可以分为 3 类：颗粒型腺管、纤维型腺管和粘液型腺管(冯晓丽等，2009)。本文电镜观察的结果显示，乳白短腺管管腔内的分泌物至少有 2 种：一种为纤维状的颗粒物形成多边形包裹着大小不等、电子致密的圆球状或多边形物质(图 3：D)；另一种为细纤维状物质形成网状空泡，中间镶嵌着电子密度致密的颗粒状物质(图 3：E)。虽然电镜观察的结果无法与光镜下的颗粒型腺管、纤维型腺管和粘液型腺管一一对应，但是可以推测乳白短腺管功能的复杂性。Viscuso 等(2001)从螽斯 *Rhacocleis annulata* 的雄性附腺分泌物中分离出一种分子量为 29 kDa 的蛋白，把这种蛋白加入贮精囊中带有粘液帽的精子束中离体培养，证明了这种蛋白具有破坏粘液帽的功能。本文的体外培养实验也表明，在乳白短腺管匀浆提取物中培养 2 h 后精子束开始有解聚现象发生，粘液帽不再那么清晰，直到 6 h 后，有单个精子出现，说明优雅蝈螽乳白短腺管中的匀浆提取物的确与粘液帽的消失有关，乳白短腺管的匀浆提取物参与了精子束解聚的过程，具体哪类乳白短腺管跟精子束解聚有关，仍需进一步研究。

在直翅目中，蝗虫、蟋蟀和螽斯的雄性附腺分泌物均参与精包的形成，精子在精包中进行特殊的包装后，转移到雌虫生殖道中(Couche and Gillott，1990；Chapman，1998)，但是蝗虫雌性受精囊中的精子束与雄性输精管中的精子束在形态上基本相似，精子束在精包中似乎不发生解聚和重排；蟋蟀不形成精子束，精子以游离的方式储存(Viscuso *et al*.，1998)；而在螽斯中，雄性附腺分泌物不仅参与精包的形成，优雅蝈螽贮精囊中的精子束在乳白长腺管和透明腺管的匀浆提取物中至少能存活 6 h，精子束形态基本上没有变化，可见乳白长腺管和透明腺管的匀浆提取物有维持精子束活性的作用。精子束在乳白短腺管匀浆提取物中，2 h 后精子束开始解聚，可见优雅蝈螽乳白短腺管的匀浆提取物参与精子束解聚的过程。尽管附腺管的匀浆提取物不能完全等同于附腺分泌物，更不能完全等同于附腺分泌蛋白，但附腺管匀浆提取物与精子束短暂的培养实验至少可以说明优雅蝈螽雄性附腺在精子束的形成、维护、解聚和重新排列过程中起重要的作用。

螽斯科昆虫可能具有直翅目中最复杂的雄性附腺，结构复杂，功能复杂。在本研究过程中，我们同时也发现优雅蝈螽雄性附腺管壁细胞有时会出现不整齐的 3 ~ 4 层细胞，上皮细胞中存在细胞核分裂现象，存在多核仁现象，存在细胞凋亡现象，上皮细胞中的细胞器分布也不完全均匀，我们推测这些变化与雄性附腺的功能是相关的，这也说明了螽斯雄性附腺功能的复杂性，因此关于优雅蝈螽雄性附腺发育过程的具体变化情况以及变化的意义有待进一步深入地研究。

参 考 文 献 (References)

Chapman RF, 1998. The Insects: Structure and Function. 4th ed. Cambridge University Press, London. 276 – 288.

Couche GA, Gillott C, 1990. Structure of the accessory reproductive glands of the male migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*. *J. Morphol*., 203(2): 219 – 245.

Feng XL, Chang YL, Wang L, Shi FM, 2009. Structure and traits of secreted proteins of male accessory glands of *Gampsocleis gratiosa*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(5): 761 – 764. [冯晓丽，常岩林，王莉，石福明，2009. 优雅蝈螽雄性附腺结构与分泌蛋白特性. 昆虫知识，46(5): 761 – 764]

Gao Y, Kang L, 2002. Parental investment and sex role reversal: nupitial gift and its effects on sexual selection in katydids. *Acta Entomol. Sin*., 45(3): 397 – 400. [高勇，康乐，2002. 父方投资与性角色逆转现象：螽斯类昆虫的婚礼食物及对性选择方向的影响. 昆虫学报，45(3): 397 – 400]

Gillott C, 2003. Male accessory gland secretions: modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu. Rev. Entomol*., 48: 163 – 184.

Gwynne DT, 2008. Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annu. Rev. Entomol*., 53: 83 – 101.

Gwynne DT, Brown WD, 1994. Mate feeding, offspring investment, and sexual differences in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behav. Ecol.*, 5(3): 267-272.

Jin ZY, Ding ZB, Gong H, 2001. Functions of male accessory glands and reproductive factors in insects. *Chinese Science Bulletin*, 46(14): 1151-1155. [金朝阳, 丁兆兵, 龚和, 2001. 昆虫雄性生殖附腺生理功能及其生殖因子研究进展. 科学通报, 46(14): 1151-1155]

Kaulenas MS, 1992. Insect Accessory Reproductive Structures: Function, Structure and Development. Sprinkler-Verlag, New York.

Marchini D, Brundo MV, Sottile L, Viscuso R, 2009. Structure of male accessory glands of *Bolivarius siculus* (Fischer) (Orthoptera, Tettigoniidae) and protein analysis of their secretions. *J. Morphol.*, 270(7): 880-891.

Vahed K, 2003. Structure of spermatodoses in shield-back bushcrickets (Tettigoniidae, Tettigoniinae). *J. Morphol.*, 257(1): 45-52.

Viscuso R, Brundo MV, Sottile L, 2002. Mode of transfer of spermatozoa in Orthoptera Tettigoniidae. *Tissue Cell*, 34(5): 337-348.

Viscuso R, Brundo MV, Sottile L, 2005. Ultrastructural organization of the seminal vesicles of *Baculum thaii* (Phasmida, Phasmatidae) during sexual maturity. *Ital. J. Zool.*, 72(2): 113-119.

Viscuso R, Narcisi L, Sottile L, Barone N, 1998. Structure of spermatodesms of Orthoptera Tettigonioidea. *Tissue Cell*, 30(4): 453-463.

Viscuso R, Narcisi L, Sottile L, Brundo MV, 2001. Role of male accessory glands in spermatodesm reorganization in Orthoptera Tettigonioidea. *Tissue Cell*, 33(1): 33-39.

Wang L, Chang YL, Feng XL, Shi FM, 2010. Microscopic observation of spermatodesms of *Gampsocleis gratiosa* and *G. sedakovii* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Acta Entomol. Sin.*, 53(5): 596-600. [王莉, 常岩林, 冯晓丽, 石福明, 2010. 优雅蝈螽与暗褐蝈螽精子束的显微观察. 昆虫学报, 53(5): 596-600]

(责任编辑: 袁德成)